

**CROISSANCE AU LABORATOIRE
DE CRANGON SEPTemspINOSA SAY
(CRUSTACEA DECAPODA, NATANTIA),
DE LA MÉTAMORPHOSE
A LA MATURITÉ SEXUELLE**

PAR MICHÈLE REGNAULT

Dans une étude précédente nous avons exposé les résultats de l'élevage au laboratoire de *Crangon septemspinosa* Say (REGNAULT et COSTLOW, 1971). Son développement larvaire complet est apparu possible à des températures comprises entre 15°C et 23°C, la température optimale étant voisine de 20°C. Cette espèce supporte des salinités comprises entre 20 ‰ et 30 ‰ et une augmentation progressive de la salinité au cours du développement (au niveau du 3^e stade zoé) améliore la survie générale des larves.

Pour compléter les données actuelles (PRICE, 1962) sur la biologie de cette espèce, dont l'intérêt économique n'est pas à négliger, nous avons poursuivi les élevages au-delà de la métamorphose jusqu'à l'obtention de l'adulte, étudiant plus spécialement son mode de croissance.

La plupart des connaissances sur la croissance absolue chez les Décapodes ont été résumées dans le vaste travail de synthèse de KURATA en 1962. Chez les Natantia, des travaux plus récents (ZEIN-ELDIN, 1963 ; HUBSCHMAN, 1969 ; REEVE, 1969) ont abordé l'étude de la croissance pendant les phases larvaire et post-larvaire. Par suite des difficultés rencontrées en élevage, peu d'auteurs se sont penchés sur l'augmentation de taille durant la longue phase dite « juvénile », c'est-à-dire de la métamorphose à la maturité sexuelle.

Nous rapportons ici les observations faites sur l'allure générale de la croissance (croissance absolue) de *C. septemspinosa* durant sa phase juvénile, telle qu'elle a été définie précédemment, puis envisageons l'influence de la salinité, du régime alimentaire et de l'effet de groupe sur la vitesse de croissance.

Conditions expérimentales

Les larves écloses au laboratoire fin mai 1969 sont élevées suivant les méthodes habituelles (REGNAULT et COSTLOW, 1971). Après leur métamorphose, qui a lieu entre les jours D20 et D23, elles sont gardées un mois dans les mêmes conditions de température et de salinité, ceci afin de ne conserver pour les lots expérimentaux que des animaux robustes ayant franchi la période délicate qui suit la métamorphose. L'étude de la croissance porte ainsi sur la période allant du jour D66 (deux mois) à l'âge de cinq ou sept mois selon les cas. Quelques lots expérimentaux ont cependant été formés aussitôt après la métamorphose.

Pour tous les lots la température était maintenue à 20°C et la salinité restait celle du début du développement.

Deux modes d'expérimentation sont utilisés :

1) Les animaux sont isolés, un par compartiment d'une boîte en plastique, soit un individu pour 70 cc d'eau. Ceci permet de connaître avec précision l'accroissement individuel à chaque mue et la durée de l'intermue.

2) Les animaux sont répartis par groupes de 15 à 30 dans de grands cristallisoirs de deux litres (1 500 cc d'eau). Les mesures sont faites à intervalles réguliers : tous les quatre jours, puis tous les huit jours. Tous les animaux sont mesurés et la valeur exprimée représente la longueur moyenne du groupe à un jour donné.

Nous désignons par longueur totale (L.t.) la distance du bord antérieur de l'écaille antennaire au bord postérieur du telson (mesures faites au micromètre oculaire).

La représentation de la croissance est donnée soit par des diagrammes longueur/temps (croissance en groupe), soit par les diagrammes de Hiatt, où la longueur à une intermue donnée (L_n) est rapportée à la longueur à l'intermue suivante L_{n+1} (croissance individuelle). Le rapport de ces deux longueurs $L_n + 1/L_n$ est appelé taux de croissance et la pente de la droite de régression du diagramme de Hiatt, b , est appelée coefficient de croissance, selon la définition de KURATA (1962, p. 31)¹.

I. ALLURE GÉNÉRALE DE LA CROISSANCE DE *C. septemspinosa*

Pour analyser la croissance absolue chez *C. septemspinosa* nous l'étudions sur des individus isolés pour lesquels la succession des mues peut être établie avec certitude.

Nous avons douze individus en début d'expérience (jour D66) et dix en fin d'expérience (jour D180) ; ils provenaient de la même ponte mais leur taille variait de 7,5 mm à 12,1 mm ; ils ont été maintenus à 25 ‰, salinité à laquelle ils avaient été élevés, à 20°C, et nourris quotidiennement en excès avec des nauplii d'*Artemia*.

a) Croissance en fonction du temps

Une estimation globale de la croissance est donnée en rapportant la longueur totale au temps (fig. 1). Les points se répartissent suivant une progression géométrique, mais une rupture de pente se dessine vers le troisième mois, période de la différenciation sexuelle. Si nous utilisons comme repère pour chaque individu l'apparition des caractères sexuels externes (ou caractères sexuels secondaires, d'après la morphologie de l'endopodite de la première paire de pléopodes) et si nous calculons les deux droites de régression correspondant aux périodes précédant et suivant ce repère théorique, nous obtenons deux droites qui s'ajustent parfaitement à l'ensemble des points. La pente de ces droites, b_1 , est égale à 0,320 puis à 0,186. La rupture de pente matérialisée par la chute de b_1 se produit vers le jour D98 ; signalons que la période de différenciation chez les individus observés s'étalait sur 25 jours — des jours D85 à D112 — la moyenne étant située à D96.

Il y a donc un ralentissement de la croissance dès l'acquisition des caractères sexuels externes.

1. Nous remercions M. Jacques REBIÈRE pour la représentation graphique de cet article.

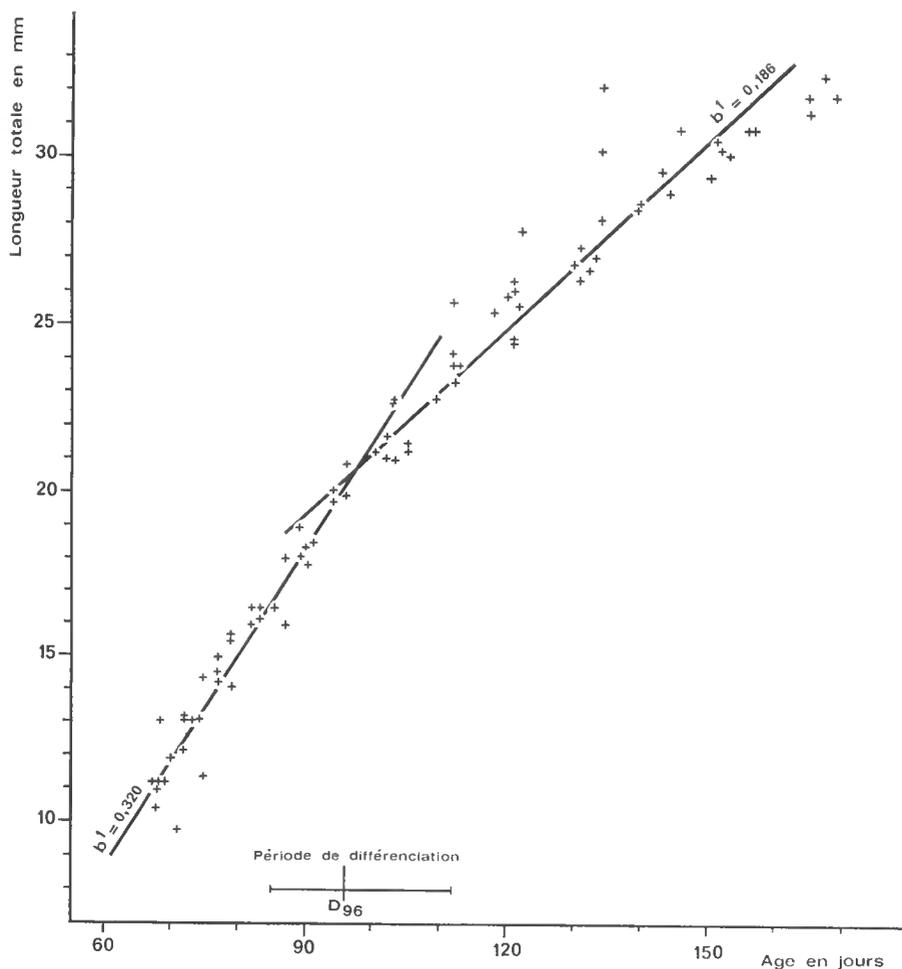


FIG. 1. — Croissance absolue, en fonction du temps, de jeunes *Crangon septemspinosa*, des jours D66 à D170. Individus isolés, température de 20°C, salinité de 25 ‰.

b) Taux de croissance et fréquence des mues

La vitesse de croissance dépend de deux facteurs, le taux d'accroissement à chaque mue et la fréquence des mues. Le diagramme classique de Hiatt (fig. 2) montre la variation du taux d'accroissement au cours de la période observée. Le rapport $\text{Ln} + 1/\text{Ln}$ n'est pas une fonction linéaire continue (dont la pente serait $b = 1,418$) mais, comme précédemment, une progression géométrique dont le coefficient change à l'apparition des caractères sexuels externes. Les deux droites de régression calculées en tenant compte du repère théorique choisi auparavant accusent également un changement de pente ; celle-ci, b , ou coefficient de croissance, passe de 1,419 à 0,918 ; le point de flexion correspond à $\text{Ln} = 19,4$ mm, taille moyenne à laquelle s'observe la différenciation sexuelle

des stades juvéniles ; celle-ci apparaît chez les individus de 18 mm à 22 mm, quel que soit leur sexe.

Quant à la fréquence des mues, elle passe très régulièrement pour chacun des dix individus, de cinq au cours du mois précédant la différenciation (D66 à D96), à trois au cours du mois la suivant (D96 à D126). On observe ainsi, entre la forme juvénile, dont le sexe ne peut être identifié, et la forme mâle ou femelle

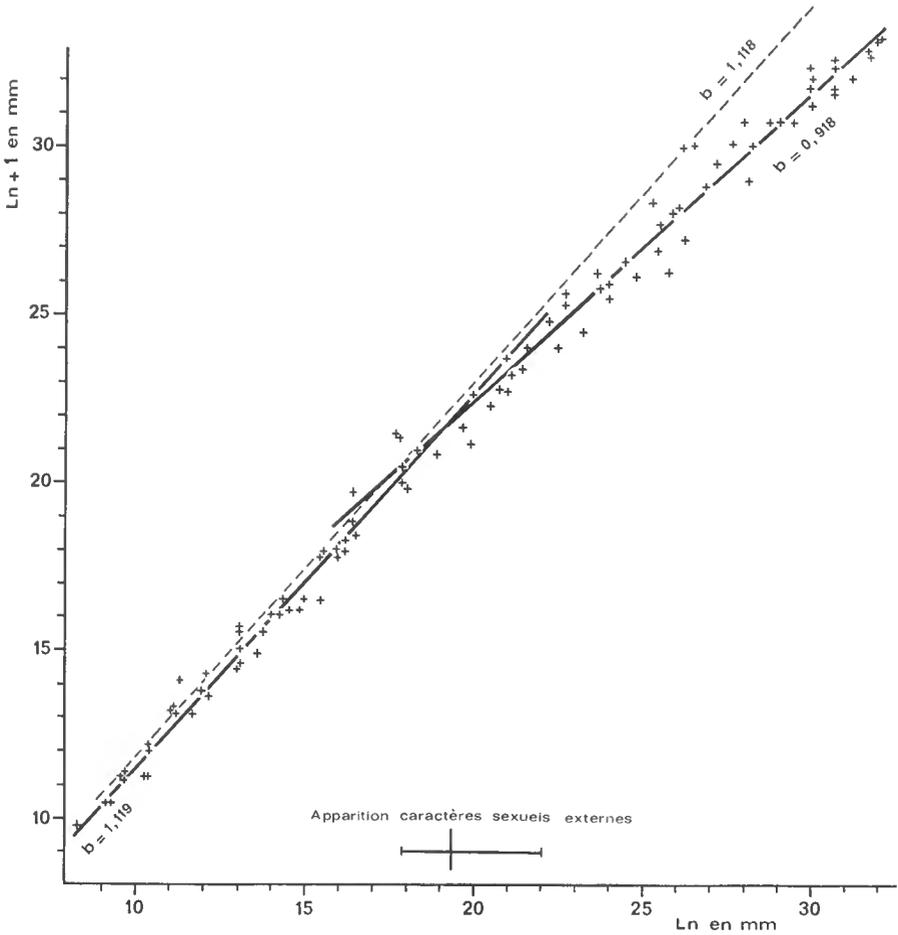


FIG. 2. — Taux de croissance (diagramme de Hiatt) de jeunes *Crangon septemspinosus*, des jours D66 à D170. Individus isolés, température de 20°C, salinité de 25 ‰. Ln : longueur à l'intermue n, Ln+1 : longueur à l'intermue suivante.

immature un changement du mode de croissance. Si l'on adopte les critères de KURATA (1962, p. 31), la croissance de *C. septemspinosus* est du type progressif (PG) dans la première phase ($b = 1,119$) et du type régressif (RG) dans la seconde phase ($b = 0,918$).

Les travaux antérieurs sur la croissance absolue des Décapodes ont été résumés par KURATA (1962). S'appuyant sur de nombreux exemples, il reconnaît

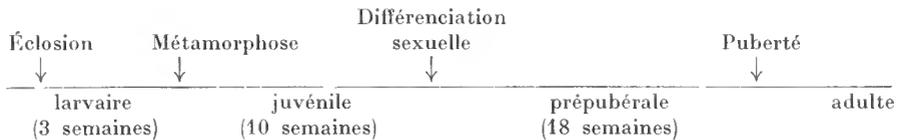
dans ce domaine trois étapes au cours du cycle biologique des Crustacés : une phase larvaire, une phase juvénile et une phase adulte. Au cours de chacune, la croissance suit une progression géométrique mais son coefficient est variable et décroît de la phase larvaire à la phase adulte. Les deux périodes de rupture correspondent, la première à la métamorphose, la seconde à la maturité des gonades. Certaines espèces ne présentent qu'une seule de ces deux discontinuités de croissance : à la métamorphose (*Cambaroides japonicus*) ou à la maturité sexuelle (*Hemigrapsus sanguineus*) ; d'autres ne présentent aucune rupture nette et croissent régulièrement avec apparemment, car la phase larvaire est souvent négligée, un coefficient constant (*Paralithodes brevipes*, *Eriocheir japonicus*).

En aucun cas cependant, l'apparition des caractères sexuels externes n'est mentionnée comme période de discontinuité. En 1955, KURATA indique bien une discontinuité dans la croissance de *Pandalus kessleri* entre la huitième et la neuvième mue, mais indique par la suite que les caractères sexuels externes n'apparaissent vraiment qu'entre la onzième et la treizième mue.

TEISSIER (1960) et MAYRAT (1964) ont signalé chez les Décapodes, dans la croissance allométrique au cours de la phase immature, un changement de pente correspondant à une mue spéciale dite de prépuberté mais qui paraît davantage liée à l'apparition de la maturité sexuelle qu'à celle des caractères sexuels externes.

Seul WEBER (1967) rapporte une flexion de la courbe de croissance chez *Paralithodes camtschatica* à une taille de 60 mm, donc vers le milieu de sa phase immature, celle-ci comprenant des individus de 2 à 95 mm de long. Il pense que cette flexion traduit l'entrée du jeune crabe dans une phase prépubérale.

Nous retiendrons l'appellation de WEBER et reconnaitrons quatre phases dans le cycle biologique de *C. septemspinosus* : larvaire, juvénile, prépubérale et adulte.



Nous pouvons comparer le taux de croissance obtenu au cours de nos élevages à celui que nous avons calculé d'après les données de NOUVEL (1933) chez *Crangon vulgaris*. On observe que le rapport $\ln + 1/\ln$ décroît avec l'âge et varie avec les groupes de taille constitués expérimentalement par cet auteur. Il serait de 1,30 chez les animaux de 5 mm, de 1,10 à 1,15 chez ceux d'environ 10 mm et de 1,02 au-delà de 35 mm. Calculé chez *C. septemspinosus* en élevage, $\ln + 1/\ln$ est égal à 1,10 — 1,18 pour des tailles de 10 à 12 mm et 1,00 — 1,02 pour celles de 30 à 35 mm. Les taux de croissance des deux espèces et leurs variations apparaissent donc comme voisins. Ceci présente un double intérêt. Il s'agit, en effet, d'une part d'une espèce est-atlantique vivant à une température moyenne de 16°C, et d'une espèce ouest-atlantique élevée constamment à 20°C, d'autre part d'animaux sauvages gardés en élevage le temps d'une mue (*C. vulgaris*) et d'animaux élevés entièrement en laboratoire (*C. septemspinosus*).

Il reste à faire remarquer, toutefois, que la courbe de croissance donnée ici pour *C. septemspinosus* est très différente de celle que donne MEIXNER (1968)

pour *C. vulgaris*. Selon cet auteur, en effet, la courbe est une sigmoïde typique et la période de croissance maximale se trouve comprise entre le cinquième et le huitième mois, période où le taux de croissance a justement diminué chez *C. septemspinosa*.

Sachant que le taux de croissance peut varier pour une même espèce au cours de son cycle biologique et en fonction de certains facteurs externes, nous nous bornerons à signaler une similitude certaine entre la croissance des espèces suivantes : *C. septemspinosa*, *C. vulgaris* (en dépit de la remarque précédente) et *Pandalus kessleri* (KURATA, 1955). Par contre, la croissance de *Palaemon serratus* (REEVE, 1969) apparaît nettement plus lente que chez les formes précédentes.

II. INFLUENCE DE LA SALINITÉ SUR LA CROISSANCE

La marge des salinités permettant le développement larvaire étant comprise entre 20 ‰ et 30 ‰, nous avons étudié la croissance des jeunes crevettes aux trois valeurs suivantes : 20 ‰, 25 ‰, et 30 ‰. Dans chaque cas, la salinité adoptée correspondait à celle du développement larvaire. Deux séries d'expériences menées parallèlement ont été réalisées :

— trois lots de dix individus étaient isolés, un animal par compartiment, et placés à chacune des trois salinités désignées ci-dessus ;

— les individus étaient répartis dans de grands cristallisoirs de deux litres, à raison de trente (lot A) ou de soixante (lot A') par cristallisoir. Dans ce cas, deux salinités seulement, 20 ‰ et 30 ‰, étaient expérimentées, le matériel élevé à 25 ‰ faisant défaut.

a) Croissance des animaux isolés

La croissance à 25 ‰ et 30 ‰ a pu être suivie durant quatre mois et demi (des jours D66 à D205) ; à la suite d'un accident, les observations sur la croissance à 20 ‰ ont été interrompues au jour D121, ne couvrant ainsi qu'une période de deux mois. Les valeurs moyennes relatives au nombre de mues, à la durée de l'intermue, aux taux d'accroissement et à la taille des individus en fin d'expérience sont rapportées dans le tableau I.

Tableau I. Croissance absolue de *C. septemspinosa*, individus isolés, à trois salinités différentes et 20°C.

Les valeurs moyennes sont calculées sur dix individus pour chaque salinité.

	Nombre moyen de mues		Durée moyenne de l'intermue en jours		$\frac{L_n + 1}{L_n}$		Taille moyenne en mm au jour :	
	D66 à D121	D66 à D205	D66 à D121	D66 à D205	D66 à D121	D66 à D205	D121	D205
20 ‰	8	—	6 à 11	—	1,11	—	16,0	—
25 ‰	8	13,5	5,5 à 9	6 à 15	1,11	1,09	15,74	23,8
30 ‰	8,2	14	5,5 à 9	6 à 15	1,12	1,10	16,71	24,8

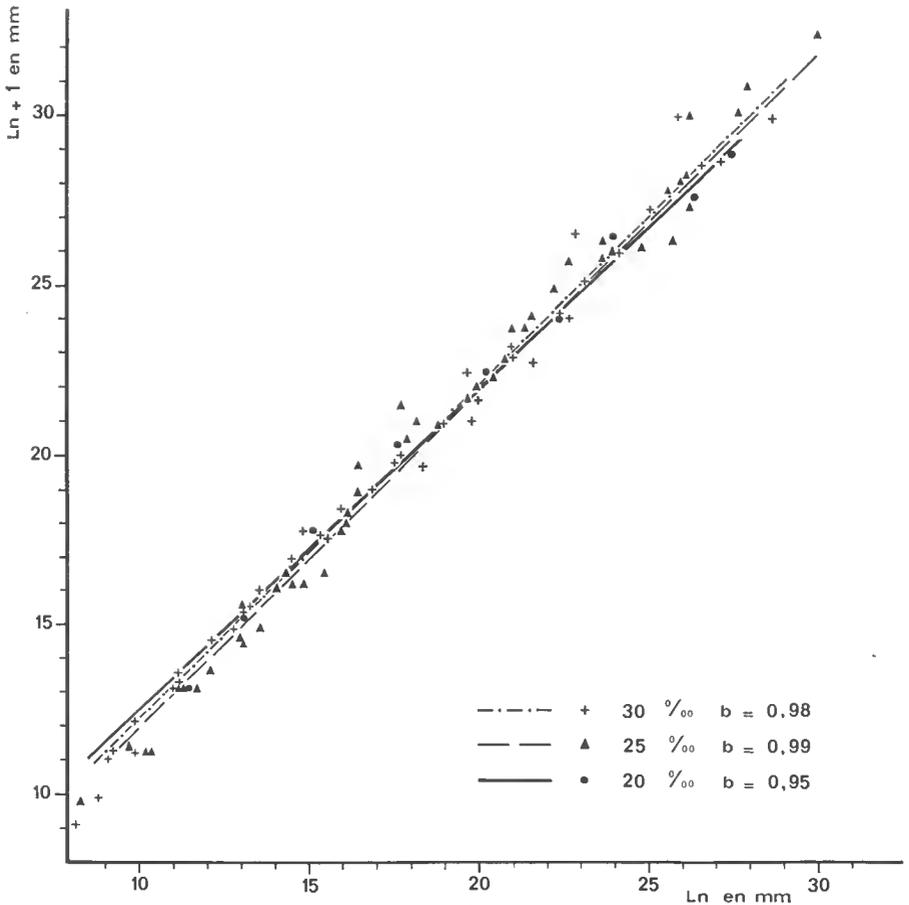


FIG. 3. — Taux de croissance (diagramme de Hiatt) de jeunes *Crangon septemspinosa*, des jours D60 à D205, à différentes salinités. Individus isolés, température de 20°C. Ln : longueur à l'intermue n, Ln+1 : longueur à l'intermue suivante.

Les diagrammes de Hiatt correspondants sont représentés dans la figure 3. Pour la clarté du graphique, la droite de régression a été calculée sur l'ensemble des mesures faites, sans tenir compte de l'apparition des caractères sexuels externes.

On constate sur le tableau comme sur le diagramme que les différences apparues dans la croissance entre les trois salinités expérimentées sont extrêmement faibles.

b) Croissance des groupes

Les mesures sont faites dès la métamorphose pour le lot A' et à partir du jour D60 pour le lot A. Nous avons représenté dans la figure 4 la variation de la taille moyenne de chaque groupe en fonction du temps.

Dans ces conditions, un écart sensible est mis en évidence entre les deux

salinités étudiées. Si la vitesse de croissance au début de l'expérience est du même ordre de grandeur pour les deux salinités, quel que soit le groupe, elle change de façon significative dès le jour D90, fin du troisième mois.

La croissance est alors plus rapide à 20 ‰ qu'à 30 ‰. Quant à la survie des différents groupes, elle est en moyenne de 32 % à 20 ‰ et de 21,5 % à 30 ‰.

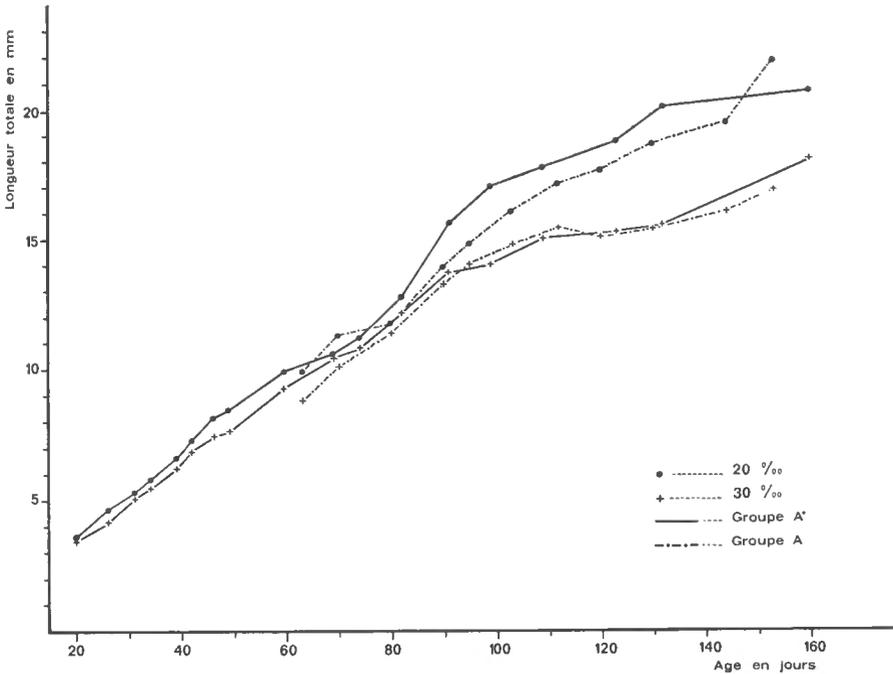


FIG. 4. — Croissance absolue, en fonction du temps, de jeunes *Crangon septemspinosa*, des jours D23 à D160, à deux salinités différentes. Individus en groupes de 15 par cristalliseur de deux litres. Température de 20°C.

Ainsi la salinité à 20 ‰ présente ici un double avantage sur celle à 30 ‰ puisque la croissance y est plus rapide et la mortalité plus faible.

Des expériences précédentes, nous pouvons déduire que l'influence de la salinité sur la croissance, à température constante, pour des animaux de même taille et de même âge, est très différente selon que les animaux sont isolés ou en groupe. Pratiquement sans effet dans le premier cas, elle n'est pas à négliger dans la croissance en groupe, mode habituel en élevage. Il est pourtant classique (TEMPLEMAN, 1936 ; ZEIN-ELDIN, 1963 ; KURATA, 1962 et REED, 1969) de considérer que la salinité n'a pas d'influence notable sur la croissance.

Réduits comme nous le sommes à une marge de salinité étroite, nous ne pouvons discuter plus avant nos résultats ; nous retiendrons cependant que, pour *C. septemspinosa*, une salinité de 20 ‰ pendant la phase juvénile et prépubérale est préférable, pour la croissance et la survie, à celle de 30 ‰.

III. INFLUENCE DU RÉGIME ALIMENTAIRE SUR LA CROISSANCE

L'importance de l'alimentation du point de vue qualitatif aussi bien que quantitatif dans l'élevage des Décapodes n'est plus à démontrer. Il suffit de se reporter aux travaux de TEMPLEMAN (1936), BROAD (1957), KURATA (1962) et CUZON (1970) pour constater son influence sur les modalités du développement larvaire et de la croissance. Nous avons donc observé l'augmentation de taille des jeunes *C. septemspinosa* en fonction du type de nourriture proposé et de son abondance.

a) Variations qualitatives de la nourriture

Pour cette expérience, les jeunes crevettes choisies ont toutes effectué leur développement larvaire avec un régime uniforme composé de nauplii d'*Artemia*. Des lots d'animaux sont constitués peu de temps après la métamorphose et répartis par groupes de quinze à vingt individus dans de larges cristallisoirs. L'expérience s'étend du jour D30 au jour D130. Trois régimes sont étudiés :

Lot témoin : nauplii d'*Artemia* (témoins déjà utilisés dans l'expérience précédente) ;

Lot B : nauplii d'*Artemia* et œufs fécondés d'*Arbacia* ;

Lot C : nauplii d'*Artemia* associés à deux algues unicellulaires : *Monochrysis* et *Cyclotella*.

Chaque lot se subdivise en deux groupes, les groupes 2 ayant éclos quelques jours après les groupes 1, ce qui explique, d'ailleurs, les variations de taille au début de l'expérience ; tous les animaux cependant ont été mesurés pour la première fois au jour D30. Les œufs d'*Arbacia* et les algues, cultivées sur milieu de Miquel modifié (KETCHUM et REDFIELD, 1938), étant à 30 ‰, nous avons maintenu tous les élevages à cette salinité. Toutefois, comme il est apparu que la croissance à 30 ‰ avec des nauplii d'*Artemia* était, en groupe, plus lente qu'à 20 ‰, nous avons rappelé dans la figure 5, à titre indicatif, la courbe moyenne obtenue précédemment avec les groupes A et A' à 20 ‰ (cf. p. 1115).

Nous donnons dans le tableau II, la composition des groupes en début et en fin d'expérience, le pourcentage de mortalité et la taille moyenne du groupe à l'issue des quatre mois d'observation.

La croissance en fonction du temps est représentée sur la figure 5.

Il semble tout d'abord que la nature du régime alimentaire imposé soit décisive pour la croissance ; très vite le lot B1 se détache des autres groupes, donnant l'impression que les *Arbacia* associés aux *Artemia* créent des conditions de croissance particulièrement favorables. En fait, la vitesse de croissance reste pratiquement la même pour tous les groupes, à l'exception de B1 et de C2, et ceci pendant les deux premiers mois que dure l'expérience. Cette homogénéité dans la croissance des différents groupes peut tenir au fait que les trois régimes proposés ont le même aliment de base : des nauplii d'*Artemia*. Les écarts observés entre les trois régimes sont donc liés principalement à l'aliment de complément : *Arbacia* ou algues.

Il est peut-être utile d'indiquer que la survie pendant une longue période n'était pas possible avec le régime algal pur ou avec des œufs fécondés d'*Arbacia* seuls (observation personnelle, non publiée).

Tableau II. Croissance absolue de *C. septemspinosa* en groupe, soumise à trois types de régimes alimentaires, à la salinité de 30 ‰ et à 20°C.

Lot	Régime alimentaire	Groupe	Nombre d'animaux		Survie au jour D130	Long. moy. au jour D130 (en mm)
			début de l'exp.	fin de l'exp.		
B	nauplii <i>Artemia</i> + plutei <i>Arbacia</i>	B1	35	10	28 ‰	24,3
		B2	35	7	20 ‰	19,3
C	nauplii <i>Artemia</i> + algues (<i>Monochrysis</i> , <i>Cyclotella</i>)	C1	18	6	33 ‰	15,2
		C2	18	0	0	(12,2)
Témoins	nauplii <i>Artemia</i> S ‰ = 30 ‰	(A + A')	30 + 60	19	21,5 ‰	15,3
	nauplii <i>Artemia</i> S ‰ = 20 ‰	(A + A')	30 + 60	29	32 ‰	19,1

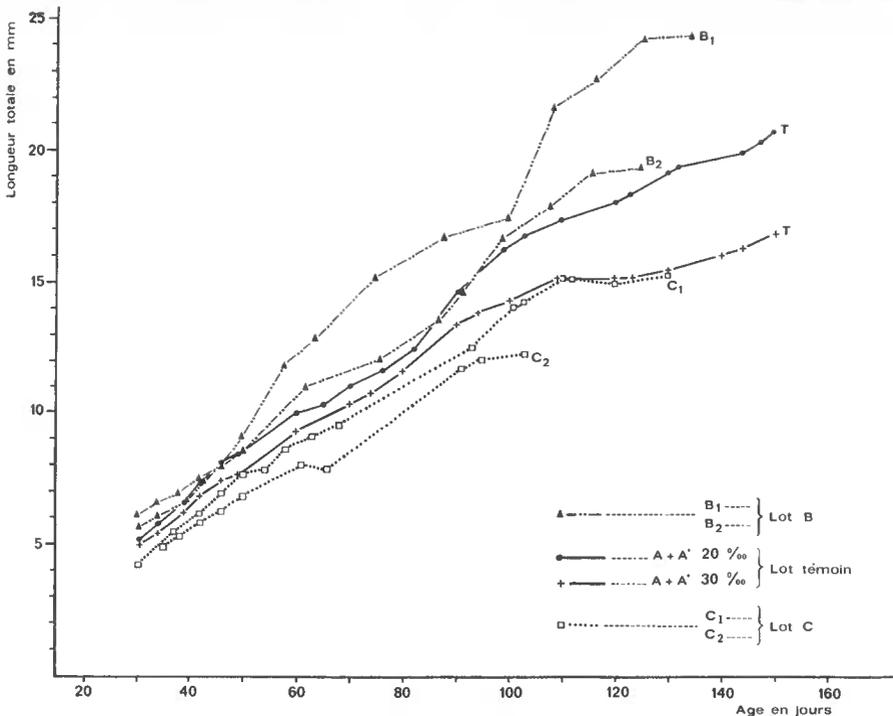


FIG. 5. — Croissance absolue, en fonction du temps, de jeunes *Crangon septemspinosa* après la métamorphose (jours D23 à D160), suivant le régime alimentaire. Individus en groupes de 15 à 20 par cristalliseur de deux litres, température de 20°C. Lot témoin : nauplii d'*Artemia* seuls ; salinité de 20 ‰ et 30 ‰. Lot B : nauplii d'*Artemia* + œufs fécondés d'*Arbacia*, salinité de 30 ‰. Lot C : nauplii d'*Artemia* + algues, salinité de 30 ‰.

A partir du jour D90 cependant, une divergence apparaît dans les courbes de croissance. Le complément *Arbacia* confère au régime B une supériorité certaine, particulièrement dans le groupe B1. Cette supériorité est d'autant plus marquée que la croissance à 30 ‰ avec des *Artemia* seules est retardée (cf. ci-dessus). Comparée à la croissance avec des *Artemia* seules à 20 ‰, cette supériorité devient bien moindre. Il est clair toutefois que le complément *Arbacia* a un effet positif net sur la croissance de *C. septemspinosa* pendant la période envisagée.

Les effets du régime mixte, *Artemia* et algues, par rapport au régime *Artemia* seules (lot témoin) semblent soit voisins, soit moins favorables, mais en aucun cas plus favorables. L'addition d'algues au régime de base n'améliore donc pas les conditions de croissance ; elle semble même la freiner. Des faits analogues ont été signalés au cours du développement larvaire d'une autre Caridea, *Hippolyte inermis* (REGNAULT, 1969). Nous supposons que l'ingestion d'algues, dont la valeur nutritive est faible, réduit celle d'*Artemia* ; le ralentissement de la croissance serait alors fonction de l'importance de la fraction algale absorbée.

D'autre part, l'accroissement de la mortalité dans le groupe C2 étant très régulier au cours de l'expérience, la survie moyenne du lot C reste la plus faible.

La nature du régime alimentaire paraît influencer parallèlement et la croissance et la survie au cours de la période étudiée. Cet effet conjugué de plusieurs régimes donnés sur la croissance et la survie a déjà été signalé (ZEIN-ELDIN, 1963) chez les post-larves de Pénéidés.

Récemment, CUZON (1970) a démontré l'importance de la composition du régime alimentaire pour l'entretien et la croissance en élevage de plusieurs crevettes. Utilisant des régimes artificiels variés, il a mis en évidence le rôle primordial du taux des glucides, en particulier chez *Crangon vulgaris*, et de la nature de la source protéinique.

Ceci ouvre la voie à de nouvelles hypothèses de travail, mais dans le domaine de la nutrition et de ses rapports avec la croissance, il est essentiel d'améliorer nos connaissances sur le métabolisme des Crustacés aux diverses phases de leur cycle biologique.

b) Variations quantitatives de la nourriture

Deux lots E et F sont établis, de cinq individus chacun, provenant de la même ponte et ayant effectué leur développement larvaire dans les mêmes conditions. Leur taille moyenne est la même au début de l'expérience (9,4 à 9,9 mm) ; chaque animal est isolé ; la salinité est de 30 ‰. Les deux lots diffèrent par la quantité de nourriture reçue :

— le lot F est nourri tous les jours ; chaque animal reçoit une demi-pipette de nauplii d'*Artemia* concentrés, dose chaque jour excédentaire ;

— le lot E est nourri exactement de la même façon, mais une fois tous les cinq jours ; la quantité de nourriture reçue est donc égale à un peu plus du cinquième de la quantité reçue par le lot F, car l'excédent d'*Artemia* du jour où ils sont nourris sera utilisé les jours suivants, où ils ne reçoivent rien.

L'expérience a duré environ cinq mois, des jours D66 à D205. Les données permettant d'estimer la croissance des deux lots sont résumées dans le tableau III et la figure 6.

Tableau III. Influence de la quantité de nourriture disponible sur la croissance de *C. septempinoso* ; régime : nauplii d'*Artemia* ; durée : 140 jours (D66 à D205) ; température : 20°C, salinité : 30‰

	Long. moy. initiale en mm	Long. moy. finale en mm	Accroiss. moyen	Nombre total de mues	Durée de l'intermue en jours		$\frac{L_n + 1}{L_n}$	
					déb.	fin	déb.	fin
Lot F	9,86	34,66	251 %	14	6	15	1,15	1,06
Lot E	9,36	20,50	119 %	10	8	20	1,08	

La quantité de nourriture reçue influe sur la vitesse de croissance en agissant simultanément sur le nombre de mues, la durée des intermues et le taux d'accroissement. Il suffit de comparer la taille finale des deux lots pour juger de l'importance de ce facteur.

Il intervient également sur la différenciation sexuelle puisque celle-ci ne se produit pas dans le lot E. L'apparition des caractères sexuels externes n'est donc pas liée à l'âge mais à la taille des animaux et elle est, de ce fait, systématiquement retardée par une sous-alimentation prolongée.

Mais le résultat le plus intéressant est mis en évidence à la construction des diagrammes de Hiatt et de leur droite de régression. Pour le lot F, le coefficient de croissance b est en début d'expérience égal à 1,019 puis tombe à 0,930 à la différenciation sexuelle. Pour le lot E, b en début d'expérience a sensiblement la même valeur que pour F (1,022) et cette valeur est conservée jusqu'à la fin de l'expérience, la différenciation sexuelle ne se manifestant pas.

Une relation directe entre le taux de croissance et la quantité de nourriture a déjà été signalée par REEVE (1969) pendant la phase larvaire de *Palaemon serratus* et par KURATA (1962) chez *Cambaroides japonicus* élevé durant quatre mois dans des conditions expérimentales analogues à celles décrites ici. MASON (1963) évalue de même la croissance d'*Artemia salina* en fonction de la concentration des solutions algales dont elle se nourrit. TEMPLEMAN (1936) et KURATA (1962) indiquent, par ailleurs, une corrélation inverse entre la durée des intermues et la quantité de nourriture disponible. Mais aucun des auteurs ayant étudié les effets de l'alimentation sur la croissance n'a signalé le maintien, après une période de sous-alimentation prolongée, d'un coefficient de croissance constant, égal à celui qui correspond à une alimentation régulière et suffisante.

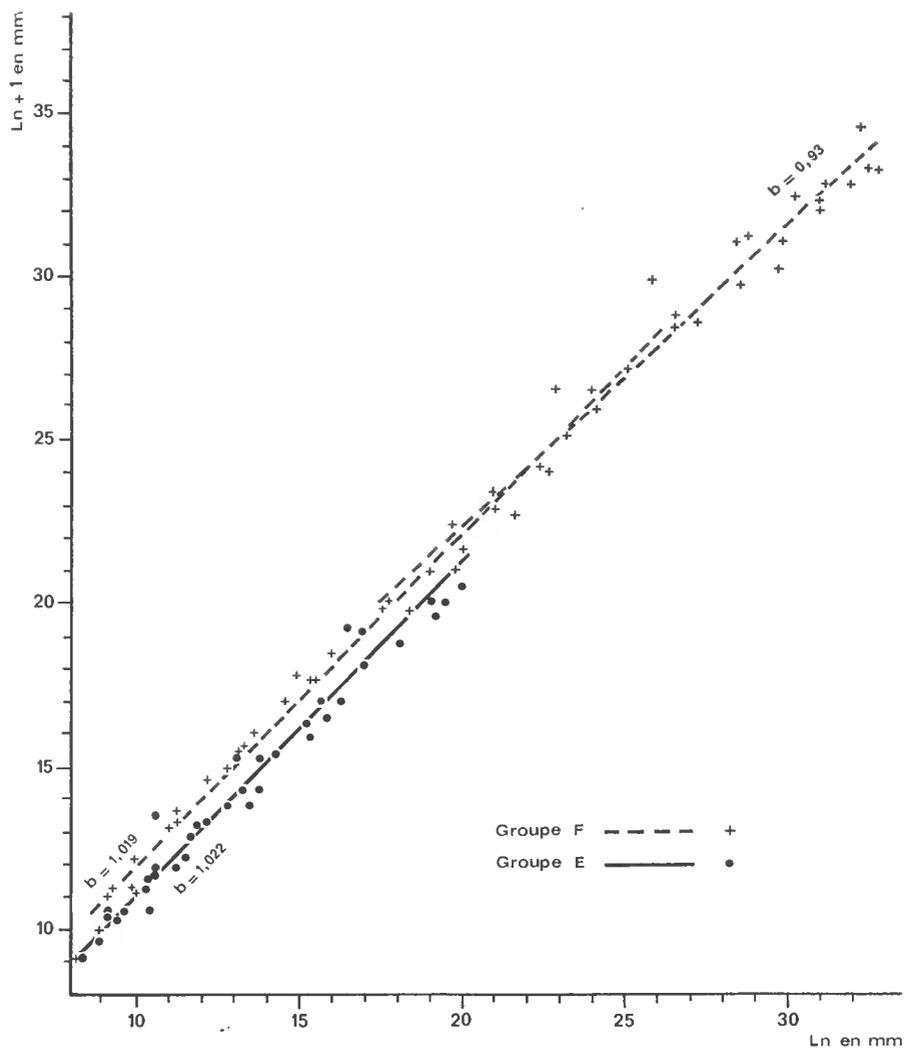


FIG. 6. — Influence de la quantité de nourriture sur le taux de croissance (diagramme de Hiatt) de jeunes *Crangon septespinosus*, des jours D66 à D205 : lot E, nourriture tous les cinq jours ; lot F, nourriture tous les jours. Individus isolés, température de 20°C, salinité de 30 ‰. L_n : longueur à l'intermue n , L_{n+1} : longueur à l'intermue suivante.

IV. EFFET DE GROUPE SUR LA CROISSANCE

Quatre lots sont formés :

G1 = 2 groupes de 15 animaux dans des cristallisoirs de deux litres ; les conditions expérimentales restent celles du début de leur développement ; la salinité est de 20 ‰ et ils continuent à être nourris quotidiennement avec des *Artemia*.

G2 = 2 groupes de 15 animaux. Les conditions expérimentales sont identiques à celles de G1, sauf la salinité qui est de 30 ‰.

S2 = 15 animaux isolés (un par compartiment de boîte en plastique = 70 cc d'eau) ; ils sont nourris chaque jour ; la salinité est de 30 ‰.

S1 = 15 animaux isolés de la même façon ; ils sont nourris une fois tous les cinq jours comme le lot E du paragraphe précédent ; la salinité est de 30 ‰.

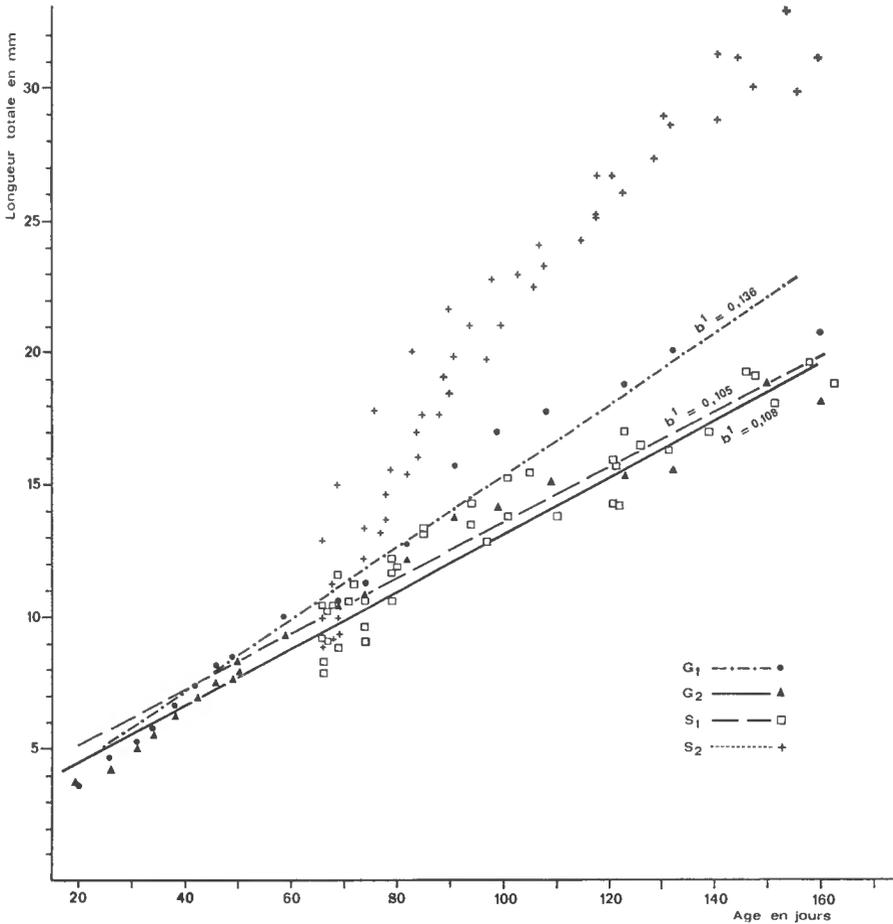


FIG. 7. — Comparaison de la croissance absolue, en fonction du temps, de jeunes *Crangon septemspinosus*, des jours D23 à D160, élevés isolément ou en groupes. Température de 20°C, nourriture de nauplii d'*Artemia*. G1 et G2, groupes de 15-20 individus par cristalliseur de deux litres, nourris tous les jours : G1, salinité de 20 ‰ ; G2, salinité de 30 ‰. S1 et S2, individus isolés, salinité de 30 ‰ : S1, nourris tous les jours, S2, nourris tous les cinq jours.

G1 et G2 sont observés de la métamorphose au jour D160, S1 et S2 des jours D66 à D160.

La figure 7 indique les variations de la taille moyenne dans chaque lot en fonction du temps.

Deux remarques s'imposent d'abord, qui viennent confirmer les observations des paragraphes précédents : d'une part, l'écart entre les lots G1 et G2,

qu'explique seule la différence de salinité ; d'autre part, l'écart entre les lots S1 et S2 attribuable à la quantité de nourriture reçue.

Deux faits nouveaux apparaissent :

— la croissance immédiatement plus rapide du lot S2, montrant que les individus élevés isolément grandissent beaucoup plus vite que lorsqu'ils sont en groupes. (Dans les trois lots G1, G2 et S2, la nourriture était toujours en excès.)

— la similitude de la croissance des lots S1 et G2. Ainsi, la croissance d'individus isolés et maintenus en sous-alimentation constante est comparable à celle d'animaux en groupe nourris quotidiennement.

Nous nous bornerons pour l'instant à souligner cet effet de groupe, sans essayer de l'interpréter ; la faible croissance du lot G2, comparable à celle des animaux sous-alimentés du lot S1, ne peut être mise sur le compte d'une insuffisance de nourriture puisque celle-ci leur a été fournie en excès.

V. MATURITÉ SEXUELLE

Nos études sur la croissance ont porté essentiellement sur la période juvénile et le début de la phase prépubérale. Nous donnons à présent quelques observations relatives à la fin de la phase prépubérale et à l'acquisition de la maturité sexuelle, rapportées à titre indicatif en raison de la brièveté de l'expérience (un mois et demi) et de l'hétérogénéité des animaux étudiés.

A l'issue des expériences précédentes, tous les animaux survivants étaient transférés (sans que la salinité ni la température ne soient modifiées) dans des aquariums de huit litres avec fond de sable. L'eau de mer avait été filtrée au moment de leur installation mais n'était ni aérée, ni renouvelée par la suite. Deux séries d'une vingtaine d'individus ont été constituées : l'une nourrie avec du muscle de poisson (sea-mullet), frais ou congelé (série P), l'autre avec des morceaux d'abdomen de Pénéidés (série R). Les *Crangon* étaient nourris une fois par jour, hors de leurs aquariums, pendant deux heures environ. L'expérience a été arrêtée fin décembre, l'âge moyen des animaux étant de sept mois et demi. Nous donnons dans le tableau IV, d'une part, la taille moyenne des deux séries en fin d'expérience et, d'autre part, les mesures faites sur des animaux récoltés en dragage pendant la période de reproduction, soit d'avril à juin, pour deux années consécutives, 1969 et 1970.

Tableau IV. Dimensions de *C. septemspinosa* en fin d'élevage, à 7,5 mois, et comparaison avec les animaux récoltés en mer d'avril à juin.

	FEMELLES			MÂLES		FEMELLES + MÂLES	
	Long. moy. en mm	Long. max. en mm	Long. des ♀ ovigères	Long. moy. en mm	Long. max. en mm	min.	max.
Série P	36	42	38 à 42	25,2	32,5	20,8	42,0
Série R.....	35	36	—	35,5	37,0	32,9	37,1
Animaux récoltés au printemps.....	a) 52 b) 35	62	45 à 62 28 à 40	32 26	38 30		

La croissance de la série R est plus uniforme que celle de la série P, l'écart entre les tailles extrêmes de chaque série en fin d'expérience étant moindre dans le premier cas. En outre, mâles et femelles ont sensiblement la même taille dans la série R alors qu'un certain dimorphisme apparaît dans la série P.

Dans les échantillons de population récoltés en mer, deux modes de taille sont trouvés simultanément pendant toute la période de reproduction : le mode supérieur correspond à des animaux âgés de deux à trois ans, et le mode inférieur à ceux d'environ un an (PRICE, 1962).

On peut constater, d'après le tableau IV, que la taille moyenne atteinte en sept mois par les animaux élevés en laboratoire est comparable à celle des animaux sauvages âgés d'un an ou plus. L'influence de la température, maintenue à 20°C pendant toute la durée des élevages a certainement joué un rôle dans la croissance plus rapide des animaux de laboratoire. Les conditions de nutrition ayant toutefois été très inégales, on peut supposer que la croissance serait encore améliorée si on fournissait aux animaux, à chaque phase de leur cycle biologique, une nourriture appropriée.

Par contre, en élevage, les femelles sont ovigères beaucoup plus tardivement qu'en mer. La maturité sexuelle est facile à reconnaître chez les femelles grâce aux caractères indiqués par MEYER (1935, p. 25). Or, nous n'avons observé ces caractères que sur trois spécimens dont les tailles étaient comprises entre 38 et 42 mm. Aucun indice du développement des ovaires n'a pu être observé chez les autres, de même âge, mais plus petites (de 24 à 32 mm). Chez les femelles, donc, une taille minimale paraît nécessaire à la maturation des ovaires. La dimension des ovigères d'environ un an, récoltées par dragage, va de 28 à 40 mm, et nous avons même observé deux spécimens, de 23 à 26 mm, portant respectivement 150 et 200 œufs.

Chez les mâles, la reconnaissance de la maturité est plus difficile ; elle n'a pu être décelée chez les individus de 25 à 32 mm, et toutes les tentatives de fécondation des femelles mûres avec des mâles supposés mûrs (32 à 37 mm) échouèrent.

MEREDITH (1952) suggère que l'acquisition de la maturité sexuelle est liée non seulement à l'âge et à la taille des individus, mais aussi à la température. Si l'on compare, en effet, les dimensions minimales des femelles ovigères indiquées par PRICE (1962) chez *C. septemspinosa* et par TIEWS (1954) chez *C. vulgaris*, une relation nette apparaît entre la taille où a lieu normalement la maturité sexuelle et la température des eaux dans lesquelles vivent les deux espèces.

Si une température plus élevée favorise l'acquisition de la maturité sexuelle, pourquoi nos animaux d'élevage, ayant réalisé la totalité de leur développement à 20°C, température supérieure à celle que l'on observe dans leur milieu naturel, ont-ils réalisé leur maturité sexuelle si tardivement ? Il est probable que d'autres facteurs interviennent : certains éléments nutritifs dont la carence n'entrave pas la croissance, mais seulement le développement normal des gonades, et peut-être les conditions physico-chimiques du milieu, à des périodes déterminées du cycle biologique. On peut, par exemple, supposer que la maturation des glandes génitales nécessite un ralentissement préalable du métabolisme trophique correspondant à la période hivernale et impliquant l'effet de températures plus basses.

Ceci ne représente que des hypothèses à partir desquelles nous nous proposons par la suite de résoudre le problème.

Conclusion

De nos observations sur la croissance de *C. septemspinosa* élevée en laboratoire à la température constante de 20°C, nous pouvons retenir les principaux faits suivants :

Un ralentissement de la croissance s'observe au moment de l'apparition des caractères sexuels externes, ce qui permet de diviser le cycle biologique de cette espèce en quatre phases : larvaire, juvénile, prépubérale et adulte. La phase juvénile définie ici est donc beaucoup plus courte que celle reconnue habituellement. La différenciation sexuelle dépend de la taille et non de l'âge des individus ; elle s'accompagne d'une variation du coefficient de croissance b , qui passe de 1,119 à 0,918. Le taux d'accroissement $\ln + 1/\ln$ est comparable à celui de l'espèce est-atlantique *C. vulgaris*, calculé d'après les données de NOUVEL (1933). Nos élevages ne se sont pas poursuivis au-delà d'un âge moyen de sept mois, période au terme de laquelle certaines femelles, de 38 à 42 mm de longueur totale effectuèrent leur première ponte. Les individus de même âge mais de taille inférieure n'étaient pas sexuellement mûrs.

Plusieurs facteurs affectent la croissance de *C. septemspinosa*. Dans tous les cas, la croissance des individus isolés est supérieure à celle des animaux élevés en groupe. La salinité semble n'intervenir que sur la croissance des groupes. Enfin, l'influence du régime alimentaire, tant par sa qualité que par sa quantité, est primordiale. En associant une température voisine de l'optimum à un régime alimentaire approprié, il paraît possible d'accélérer la croissance et d'anticiper le seuil de sept mois, âge auquel nous avons obtenu la maturité sexuelle. Le nombre d'œufs portés par les femelles étant proportionnel à la taille des animaux (PRICE, 1952), toutes les expériences de forçage au cours des phases juvénile et prépubérale, pendant lesquelles le coefficient de croissance est le plus élevé, présentent un intérêt indéniable pour la culture de cette espèce.

Remerciements

Cette étude, supportée par une bourse de l'OTAN et une bourse de spécialisation du CNEXO, a été réalisée au Duke Marine Laboratory. Ma vive gratitude va aux Dr. J. D. COSTLOW et C. G. BOOKHOUT pour leurs conseils, leurs encouragements et les très grandes facilités de travail offertes par leur laboratoire. Mes remerciements s'adressent également à M^{me} de SAINT-LAURENT pour son analyse critique des résultats et son aide pour la rédaction du manuscrit.

Laboratoire de Carcinologie
et d'Océanographie biologique, (E.P.H.E.)
61 rue de Buffon, Paris
et Duke Marine Laboratory, Beaufort, N.C. 28 516.

Résumé

La croissance de *C. septemspinosa* à température constante (20°C) a été observée de la période suivant la métamorphose jusqu'à la maturité sexuelle.

1) La vitesse de croissance a été évaluée d'après le taux d'accroissement et la fréquence des mues. Nous avons signalé une chute du coefficient de croissance à l'apparition des caractères sexuels externes. Ceci permet de distinguer deux phases entre la métamorphose et la maturité sexuelle : une phase juvénile et une phase prépubérale.

2) La salinité n'intervient pas — sinon dans les cultures en masse — sur l'allure générale de la croissance.

3) Le type de régime proposé influence peu la vitesse de croissance à condition que l'aliment de base soit représenté par des *Artemia*. Par contre la quantité de nourriture disponible détermine de façon définitive l'accroissement, donc la taille finale, et la fréquence des mues, sans altérer le coefficient de croissance.

4) La croissance des groupes est plus lente que celle des individus isolés.

5) La différenciation sexuelle et la maturité sexuelle semblent liées, entre autres facteurs, à la taille des individus plus qu'à leur âge.

Summary

The growth of *C. septemspinosa* at a constant temperature of 20°C. has been observed from metamorphosis to sexual maturity.

1) The growth rate has been estimated from size increment and molt-frequency. A decrease of the growth coefficient, occurring immediately after the appearance of the external sexual characteristics, has been pointed out. So, the time between metamorphosis and sexual maturity may be divided into two growth phases : the juvenile and the prepuberal phases.

2) The salinity has no appreciable effect on the growth rate except in mass culture.

3) The nature of the food has only a slight influence on the growth rate if *Artemia* are included as part of the diet. In contrast, the final size and the molt frequency are definitely determined by the quantity of available food. However, even in a semi-starvation condition, the slope of the growth rate is unchanged.

4) The growth in mass culture is slower than the growth of isolated animals.

5) For *C. septemspinosa*, the development of the external sexual characteristics and sexual maturity are determined, among other factors, more by the size than the age of the organisms.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BROAD, A. C., 1957. — The relationship between diet and larval development of *Palaemonetes*. *Biol. Bull. Woods Hole*, **112**, 2, pp. 162-170, fig. 1-4.
- COSTLOW, J. D., 1967. — The effect of salinity and temperature on survival and metamorphosis of megalops of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15**, pp. 84-97, fig. 1-4, tabl. 1-3.
- CUZON, G., 1970. — Élevage et alimentation artificielle de *Crangon crangon*, *Palaemon serratus* et *Penaeus kerathurus*. Thèse de doctorat de spécialité, Océanographie biologique, Marseille-Luminy (non publié).
- HIATT, R. W., 1948. — The biology of the lined shore crab *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pac. Science*, **2**, pp. 135-213.
- HUBSCHMAN, J. H., et J. A. ROSE, 1969. — *Palaemonetes kadiakensis* Rathbun; post-embryonic growth in the laboratory (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, **16**, 2, pp. 81-87, fig. 1-3.
- KURATA, H., 1955. — The post-embryonic development of the prawn *Pandalus kesleri*. *Bull. Hokkaido Reg. Fish Res. Lab. Fish. Agency*, **12**, pp. 1-15, fig. 1-11, tabl. 1-5.
- 1962. — Studies on the age and growth of Crustacea. *Ibid.*, **24**, pp. 1-101, fig. 1-69, tabl. 1-48, appendix : tabl. 1-27.
- LLOYD, A. J., et C. M. YONGE, 1947. — The biology of *Crangon vulgaris* L. in the Bristol Channel and Severn estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **26**, pp. 626-661, fig. 1-20, tabl. 1-4.

- MASON, D. T., 1963. — The growth response of *Artemia salina* L. to various feeding regimes. *Crustaceana*, **5**, pp. 138-150, fig. 1-5, tabl. 1-3.
- MAYRAT, A., 1964. — Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). Mém. IFAN., 77, Réunion Spécialistes. CSA sur Crustacés-Zanzibar, pp. 500-648, fig. 1-17.
- MEIXNER, R., 1968. — Reproduction of the sand shrimp *Crangon Crangon* (L.). *FAO Fish Repts.*, **57**, 2, pp. 259-264, fig. 1, tabl. 1-2.
- MEREDITH, S. S., 1952. — A study of *Crangon vulgaris* in the Liverpool Bay area. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 1950-1952, pp. 75-109.
- NOUVEL, L., 1933. — Sur la croissance et la fréquence des mues chez les Crustacés Décapodes Natantia. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **58**, 1, pp. 71-75.
- PRICE, K. S., 1962. — Biology of the sand shrimp *Crangon septemspinosa* in the shore zone of the Delaware Bay region. *Chesapeake Sci.*, **3**, 4, pp. 244-255, fig. 1-8, tabl. 1-4.
- REED, P. H., 1969. — Culture methods and effects of temperature and salinity on survival and growth of Dungeness crab (*Cancer magister*) larvae in the laboratory. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26**, pp. 389-397, fig. 1-4, tabl. 1-2.
- REEVE, M., 1969. — Growth, metamorphosis and energy conversion in the larvae of the prawn *Palaemon serratus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49**, pp. 77-96, fig. 1-8, tabl. 1-4.
- REGNAULT, M., 1969. — Étude expérimentale de la nutrition d'*Hippolyte inermis* Leach (Décapode, Natantia) au cours de son développement larvaire au laboratoire. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **54**, 5, pp. 749-764, fig. 1-5, tabl. 1-4.
- et J. D. COSTLOW, 1971. — Influence de la température et de la salinité sur le développement larvaire de *Crangon septemspinosa* Say, Decapoda, Caridea. *Vie et Milieu* (sous presse).
- TEISSIER, G., 1960. — Relative growth. In : The Physiology of Crustacea. Talbot H. Waterman (Ed.), **1**, pp. 537-560. Academic Press, New York.
- TEMPLEMAN, W., 1936. — The influence of temperature, salinity, light and food conditions on the survival and growth of the larvae of the lobster (*Homarus americanus*). *J. Biol. Bd. Can.*, **2**, 5, pp. 485-497, fig. 1, tabl. 1-6.
- TIEWS, K., 1954. — Die biologischen Grundlagen der Busumer Garnelenfischerei. *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, **13**, 3, pp. 235-269, fig. 1-11, tabl. 1-12.
- WEBER, D. D., 1967. — Growth of the immature king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius). *Bull. 21. North Pac. Fish. Comm.*, pp. 21-53, fig. 1-28, tabl. 1-14.
- ZEIN-ELDIN, Z., 1963. — Effect of salinity on growth of post-larvae penaeid shrimp. *Biol. Bull. Woods Hole*, **125**, 1, pp. 188-196, fig. 1-4, tabl. 1-3.